Über die Muskulatur des Vorderkopfes der Stomatopoden und die systematische Stellung dieser Malakostrakengruppe

Von

Prof. Karl Grobben (Wien)

w. M. Akad. Wiss.

(Mit 4 Textfiguren und 2 Tafeln)

(Vorgelegt in der Sitzung am 3. April 1919)

Meine Untersuchungen über die Muskulatur des beweglichen Vorderkopfes der Macrura Natantia (15) unter den Dekapoden veranlaßten eine Untersuchung in gleicher Hinsicht am beweglich abgesetzten Vorderkopfe der Stomatopoden. Sie führte mich auch zu einer neuerlichen Erörterung der systematischen Stellung und verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Malakostraken, bezüglich welcher ich schon bei früherer Gelegenheit (14) in Kürze meine Ansicht darlegte.

1. Der Vorderkopf und seine Muskulatur.

Bei den Stomatopoden ist der Vorderkopf im Vergleiche zu jenem der Macrura Natantia sehr lang und deutlich von dem folgenden Kopfabschnitte beweglich abgesetzt. Es war daher zu erwarten, daß sich hier die gleichen Muskeln, die von mir bei den Macrura Natantia beschrieben wurden, vorfinden werden.

Als Untersuchungsmaterial lagen *Alima*-Larven und das erste Squillastadium von *Squilla* sowie entwickelte Tiere und zwar in konserviertem Zustande vor. Ihrer Durchsichtigkeit

halber dienten zuvörderst *Alima*-Larven und das erste *Squilla*-Stadium der Untersuchung.

Am Vorderkopfe (sinciput) von *Squilla* ist ein basaler hinterer Teil (Antennulensegment der Autoren) und ein vorderer Abschnitt (Augensegment der Autoren) zu unterscheiden, die gelenkig gegeneinander abgesetzt sind (Fig. 1, 2, 4 *Vo*, *Va*). Ersterer trägt an seinen vorderen lateralen Ecken die ersten Antennen (*A'*), letzterer am Vorderende die beiden Stielaugen (*O*), die mittels eines medianen Verbindungsstückes (*T*) gleichfalls gelenkig dem Vorderabschnitte des Vorderkopfes ansitzen. Dorsal wird der Vorderkopf bei der *Alima*-Larve von dem langen Rostralstachel der Schale überragt, bei dem Squillastadium jedoch bloß im Mittelteile seines basalen Abschnittes bis fast zur Vordergrenze von der bei der Gattung *Squilla* nur kurzen dreieckigen Rostralplatte (*R*) überdeckt.

Was die Muskulatur betrifft, so sind *a)* die Muskeln zu unterscheiden, welche der Bewegung des Vorderkopfes am Hinterkopfe dienen, *b)* die im Vorderkopf selbst gelegenen Muskeln zur Bewegung seiner Abschnitte und Anhänge.

a) Muskeln zwischen Vorderkopf und Hinterkopf.

Hier ist zunächst ein paariger kurzer Muskel (Fig. 1 und 3 *E*) anzuführen, der hinter der Basis der Rostralplatte (bei der *Alima*-Larve [Fig. 4] hinter dem Ursprung des Rostralstachels) an der Dorsalwand der Schale, beziehungsweise des Hinterkopfes entspringt und von hier in schräg nach vorn und ventralwärts gerichtetem Verlaufe zur dorsalen Einlenkungsstelle des Vorderkopfes zieht. Die beiderseitigen Muskeln sind durch die zwischen ihnen durchtretende Arteria cephalica (*Ac*) getrennt und verlaufen ein wenig nach vorn und außen divergierend. Dieser Muskel (Fig. 1 *E*) ist der von mir als Musculus levator sincipitis bezeichnete Muskel, homolog jenem der Macrura Natantia. Er wurde nebenbei von Claus (6, p. 7) angegeben.

Ihm wirkt jederseits ein Muskel entgegen, der sich an der ventralen Einlenkung des Vorderkopfes innen von der Basis der 2. Antenne mittels langer Sehne ansetzt (Fig. 1, 2, 3 *B*).

Dieser Muskel reicht nach hinten bis in die Mandibelgegend und inseriert sich an der Seitenwand des Hinterkopfes. Seine Sehne liegt, wie Fig. 3 am besten zeigt, ventral; von ihrer dorsalen Seite gehen die Muskelfasern aus, die schräg nach hinten und dorsal verlaufen und sich in einer Linie von den dorsal entspringenden Muskeln der 2. Antenne an bis in die Mandibelgegend am Hinterkopfe inserieren. Dieser Muskel zieht den Vorderkopf nach der Ventralseite und entspricht dem von mir als Musculus depressor sincipitis beschriebenen Muskel der Macrura Natantia.

Es ist außerdem noch ein zweiter paariger Muskel (Fig. 1, 4 *Att*) vorhanden, der gleichfalls als Depressor des Vorderkopfes funktioniert und den ich als Musculus attractor sincipitis bezeichnen will. Er entspringt an der Dorsalwand des Hinterkopfes (Fig. 3) dicht außerhalb des M. levator sincipitis und zieht ventralwärts zum Hinterende des Vorderkopfes. Die Muskeln beider Seiten konvergieren in ihrem Verlaufe medianwärts gegen eine unpaare gemeinsame apodematische Sehne, welche in der Mitte der ventralen Einlenkungsstelle des Vorderkopfes ihren Ursprung hat (Fig. 2 und Fig. 4 *J*).

In seinem Verlaufe stimmt dieser Muskel mit dem von Parker und Rich (23) bei *Palinurus edwardsii* als superior coxal muscle, von W. Schmidt (24) bei *Potamobius astacus* als M. oculi basalis posterior bezeichneten Muskel überein. Insbesondere bei *Potamobius* sind aber Form und Ausbildung dieses Muskels *Squilla* gegenüber verschieden, indem bei *Potamobius* der Muskel selbst kurz und schwach bleibt und sowohl ventral mittels einer (ebenso bei *Palinurus*) unpaaren langen Sehne als auch dorsal durch Vermittlung einer kurzen Sehne inseriert ist. Er besitzt bei *Potamobius* auch nicht die Bedeutung eines Attractors des Vorderkopfes, da letzterer hier nicht beweglich abgesetzt, sondern mit dem Hinterkopfe fest vereinigt ist. Der Musculus oculi basalis posterior befindet sich bei *Potamobius* sowohl als bei *Palinurus* in Verbindung mit dem Musculus oculi basalis anterior Schmidt (depressor of the interophthalmic sclerite Parker und Rich), der sich an die ventrale unpaare Sehne des M. oculi basalis posterior

einerseits, andrerseits an den dorsomedianen proximalen Rand des die beiden Stielaugen verbindenden Chitinringes ansetzt.

Ich halte den M. attractor sincipitis von *Squilla* für homolog mit dem M. oculi basalis posterior von *Potamobius*, beziehungsweise dem superior coxal muscle von *Palinurus*.[1] Bei *Squilla* ist dieser Muskel stärker, besitzt eine von *Potamobius* verschiedene Ausbildung und läßt eine Verbindung zu dem vorderen basalen Augenmuskel vermissen. Auf letztgenannten Umstand wird später noch zurückzukommen sein.

Die ursprüngliche funktionelle Bedeutung des M. attractor sincipitis tritt uns bei *Squilla* entgegen. Bei *Palinurus* und *Potamobius* fungiert er als Tensor des M. oculi basalis anterior. Schmidt ist diesbezüglich ziemlich gleicher Ansicht, wenn er angibt, daß bei *Potamobius* der M. oculi basalis posterior die Sehne des vorderen basalen Augenmuskels vom Cerebralganglion wegzieht, dieses dadurch vor einem Druck bei Kontraktion des vorderen basalen Augenmuskels schützt und zugleich die Wirkung des vorderen basalen Augenmuskels verstärkt. Parker und Rich betrachten den homologen superior coxal muscle als zur 2. Antenne gehörig, der aber jetzt funktionslos ist, wahrscheinlich ursprünglich dazu diente, das bei *Palinurus* mit dem Panzer fest verwachsene Grundglied (coxopodit) der 2. Antenne nach außen zu drehen.

In topischer Hinsicht ist der M. attractor sincipitis von Bedeutung, indem seine ventrale Insertion die ventrale Hintergrenze des Vorderkopfes bezeichnet, die somit auch im Falle fester Vereinigung des Vorderkopfes mit dem Hinterkopfe durch die ventrale Insertion der Sehne des homologen M. oculi basalis posterior bei *Potamobius*, des superior coxal muscle bei *Palinurus* genau erkennbar wird.

---

[1] Damit erscheint die in meiner Abhandlung über den Schalenschließmuskel der dekapoden Krustazeen (15, p. 16) aufgeworfene Frage, ob etwa der M. oculi basalis posterior von *Potamobius* auf den M. levator sincipitis der Macrura Natantia zurückzuführen ist, deren Beantwortung ich damals dahingestellt sein ließ, verneint.

b) Die im Vorderkopfe gelegenen Muskeln.

Hier sind zunächst drei Muskeln anzuführen, die der Bewegung des Augenabschnittes dienen und zwar zwei dorsale und ein ventraler.

Die beiden dorsalen Muskeln (Fig. 1 *Loe, Loi*) entspringen nebeneinander an der Dorsalwand des Basalteiles des Vorderkopfes etwa in dessen halber Länge in der Gegend, die sich in der Flucht der Seitenwand des Augenabschnittes befindet, und ziehen sich überkreuzend zur hinteren dorsolateralen Ecke des Augenabschnittes. Der dorsal überkreuzende Muskel hat schräg von außen nach innen gerichteten Verlauf, während der lateralwärts verlaufende Muskel ventral von ersterem zu seiner vorderen Insertionsstelle zieht. Funktionell handelt es sich um Heber des Augenabschnittes und ich will sie daher als Musculus levator segmenti oculorum externus und internus bezeichnen.

Als Antagonist fungiert ein ventraler Muskel des Vorderkopfes, der Musculus depressor segmenti oculorum (Fig. 2, 3, 4, *Dso*). Er entspringt etwa in halber Länge der ventralen Wand des Basalteiles des Vorderkopfes und zieht als breites Band, in der Mittellinie mit dem der anderen Seite sich berührend, zum ventralen Hinterrand des Augensegmentes.

Bei *Potamobius* fehlen die drei zuletzt genannten Muskeln, was mit der unbeweglichen Vereinigung von Vorderkopf und Cephalothorax im Zusammenhange steht.

Von der im Vorderkopf gelegenen, zur Bewegung der Basis der Stielaugen dienenden Muskulatur ist zunächst ein langes schlankes Muskelpaar zu nennen, das am dorsalen Hinterrande des Vorderkopfes entspringt und zu der Basis der Stielaugen zieht (Fig. 1, 3, 4 *Oba*). Der dorsale (hintere) Ansatz dieser zwei Muskeln schließt sich fast der vorderen Insertion des M. levator sincipitis an. Von da divergieren die Muskeln beider Seiten gegen jene Stelle der Augenbasis, an welcher die Stiele der Seitenaugen eingelenkt sind.

Ich stehe nicht an, dieses Muskelpaar dem M. oculi basalis anterior von *Potamobius* gleichzusetzen. Es weicht

allerdings bei *Squilla* rücksichtlich seiner hinteren Insertion und in seinem gegen vorn stark nach außen divergierenden Verlaufe von dem als homolog bezeichneten Muskel bei *Potamobius* ab. Sein divergierender Verlauf hängt wohl mit der starken Breitenentwicklung des gemeinsamen Basalstückes der Stielaugen zusammen und muß aus diesem Umstande verstanden werden. Seine hintere Insertion differiert dagegen wesentlich von den bei *Potamobius* beobachteten Verhältnissen.

Zunächst möchte ich im Hinblick auf die bei *Squilla* sich findenden Verhältnisse eine kleine Änderung in der Beschreibung der hinteren Insertion dieses Muskels von *Potamobius*, wie sie Schmidt gibt, entsprechend der von Parker und Rich (23) gegebenen Beschreibung dieser Muskel bei *Palinurus*, vorangehen lassen. Nach Schmidt's Darstellung (24, p. 197) entspringt der M. oculi basalis anterior »median an dem vorderen Ende des Epistomas zwischen den Coxalgliedern der 2. Antenne mit einer langen, unpaaren Sehne«, derselben unpaaren Sehne, die dann zum M. oculi basalis posterior sich fortsetzt. Parker und Rich dagegen rechnen die mittlere unpaare Sehne (median coxal ligament) ihrem superior coxal muscle (= m. oculi basalis posterior Schmidt) zu und lassen den depressor of the interophthalmic sclerite (= m. oculi basalis anterior Schmidt) sich an dieses Ligament ansetzen.

Die Richtigkeit letzterer Darstellung ergibt sich aus dem zweifellos ursprünglicheren Verhalten bei *Squilla*, wo die unpaare Sehne, mit welcher bei *Potamobius* der M. oculi basalis anterior zusammenhängt, nicht zu diesem, sondern zu dem M. attractor sincipitis (= M. oculi basalis posterior) gehört. Daraus folgt, daß die Verbindung des M. oculi basalis anterior mit der unpaaren Sehne bei *Palinurus* und *Potamobius* ein sekundäres Verhältnis vorstellt, das seine Erklärung wieder in der Rückbildung des Vorderkopfes und dessen fester Verbindung mit dem Hinterkopfe finden würde.

Es entsteht nun die Frage, ob die hier ausgesprochene Auffassung auch näher begründet ist und ob weiter gezeigt werden kann, in welcher Weise die Verbindung des M. oculi

basalis anterior zur medianen Sehne als sekundär aus den Verhältnissen bei *Squilla* ableitbar ist.

Die Begründung scheint mir in dem Vorhandensein einer von Lücken durchbrochenen Bandverbindung gegeben, die von der dorsalen Einlenkungsstelle des Vorderkopfes schräg nach hinten zu seinem ventralen Einlenkungsrande hinter dem Cerebralganglion verläuft (Fig. 2, 3, 4 *Ls*). Ich will dieses Band *Ligamentum sincipitis* benennen. Die dorsale Insertion dieses paarigen Bandes liegt in dichtem Anschluß an die hintere Insertion des M. oculi basalis anterior. Ventralwärts vereinigen sich beide Ligamente zu einem Bande, das sich vor der Sehne des M. attractor sincipitis (M. oculi basalis posterior) an die Ventralwand des Vorderkopfes ansetzt (Fig. 2 *Ls*).

Um die bei *Potamobius* bestehenden veränderten Verhältnisse zu verstehen, ist die Verkürzung, beziehungsweise Vereinigung des Vorderkopfes mit dem Hinterkopf zu berücksichtigen. Dabei ist der M. oculi basalis anterior schwächer und kürzer geworden. Denken wir uns diesen Muskel mittels seines nunmehr bei der Verkürzung des Vorderkopfes ventral gerichteten Hinterendes mit dem dorsoventralen Ligamente und dieses mit der ventralen Sehne des bei *Potamobius* gleichfalls reduzierten M. attractor sincipitis (M. oculi basalis posterior) in Verbindung getreten, so resultierte ein Verhältnis, wie es bei *Potamobius* besteht. Vielleicht ist bei *Potamobius* das dünne sehnige Band, welches jederseits von der Stelle, wo die vorderen Basalmuskeln des Auges mit der unpaaren Sehne sich verbinden, lateralwärts zieht und sich lateral an dem in die Augen führenden Ausschnitte ansetzt, dem dorsalen Teile des Ligamentum sincipitis homolog (vergl. Schmidt 24, p. 199 und Fig. 12).

Der M. oculi basalis anterior dreht das gemeinsame Basalstück der Stielaugen dorsalwärts.

Er wird in dieser Funktion unterstützt von einem kurzen Muskel (Fig. 1 *Obl*), der an der ventralen Seitenecke des Augensegmentes entspringt und dorsalwärts zum Basalstück der Stielaugen verläuft, wo er sich lateral vom M. oculi basalis anterior ansetzt. Ich will ihn als Musculus oculi

basalis lateralis bezeichnen. Ich finde bei *Potamobius* keinen homologen Muskel vor.

Dem M. oculi basalis anterior wirkt ein kurzes breites Muskelpaar (Fig. 2, 4 *Dp*) an der Ventralseite entgegen. Es entspringt an der Ventralwand des Augensegmentes etwa in der Höhe des Ursprunges der Augenstiele und zieht in ventrodorsalem Verlaufe gegen die Mittellinie konvergierend zur hinteren ventralen Einlenkungsstelle des medianen Augenstielträgers. Dieser Muskel soll als Musculus depressor oculorum basalis bezeichnet werden. Nach der Arbeit von Schmidt scheint er bei *Potamobius* zu fehlen.

Von Muskeln, die der Bewegung der 1. Antenne, am Vorderkopfe dienen und im Basalabschnitte (Antennulensegment) des Vorderkopfes gelegen sind, finden sich zwei vor. Erstens ein an der Dorsalwand des basalen Vorderkopfabschnittes lateral vom M. levator segmenti oculorum externus entspringender Muskel (Fig. 1 *Sca. d*), der sich verschmälernd in etwas lateralwärts gerichtetem Verlaufe zum dorsolateralen Teile der Einlenkungsstelle des Basalgliedes der 1. Antenne zieht. Zweitens ein ventraler Muskel (Fig. 2, *Sca. v*), welcher in den Seiten des Basalteiles des Vorderkopfes gelegen ist; er entspringt an der Ventralwand dieses Vorderkopfabschnittes und verläuft sich verschmälernd nach vorn zur ventrolateralen Einlenkungsstelle der 1. Antenne.

Beide Muskeln bewegen die 1. Antenne, nach der vorderen Insertion zu schließen, lateralwärts, der dorsale zugleich etwas nach der Dorsalseite, der ventrale nach der Ventralseite.

Nach seinen Insertionen möchte ich diese Muskeln als Musculus sincipito-antennalis dorsalis und ventralis bezeichnen.

Wenn wir nach einem entsprechenden Muskel bei *Potamobius* suchen, so finden wir ihn in dem von Schmidt als M. promotor I. Antennae bezeichneten Muskel. Nach der von diesem Autor gegebenen Beschreibung entspringt dieser Muskel beim Flußkrebs »an der lateralen Ecke des dreieckigen Ausschnittes, der die Verbindung des Körperinnern mit dem Innern der 1. Antenne herstellt. Hier entspringt er dorsal wie ventral und heftet sich mit seinen kurzen dünnen Fasern

dorsolateral an dem proximalen Rande des ersten Gliedes an. Er bewegt die 1. Antenne in der Sagittalebene«.

Was seine hintere Ursprungsstelle *Squilla* gegenüber an dem Rahmen, in welchem die 1. Antenne eingelenkt ist, anbelangt, so ergibt sich diese aus der Reduktion und Vereinigung des Vorderkopfes mit dem Hinterkopfe.

Betreffend den M. promotor I. Antennae selbst, scheint es, daß in diesem Muskel von *Potamobius* ein Homologon beider genannter *Squilla*-Muskeln zu suchen ist, die jedoch *Squilla* gegenüber bei *Potamobius* lateral vereint wären. Für diese Auffassung erscheint allerdings bloß die Angabe Schmidt's von Bedeutung, daß der M. promotor I. Antennae bei *Potamobius* in der lateralen Ecke des Kopfrahmens einen dorsalen und ventralen Ursprung hat; die dorsal entspringende Muskelfasergruppe würde dem dorsalen, die ventral entspringende dem ventralen M. sincipito-antennalis von *Squilla* entsprechen.

Es kann jedoch als mindestens ebenso wahrscheinlich bezeichnet werden, daß der M. promotor I. Antennae nur dem M. sincipito-antennalis dorsalis von *Squilla* homolog ist.

Bei *Palinurus* entspricht der lange dorsoventral verlaufende levator of antennule dem M. sincipito-antennalis dorsalis von *Squilla*. Sein dorsoventraler Verlauf ist bedingt durch die stark ventrale Verlagerung der 1. Antenne. Dem M. sincipito-antennalis ventralis von *Squilla* entspricht bei *Palinurus* vielleicht der abductor of antennule, während bei *Potamobius*, wie schon aus meiner früheren Bemerkung hervorgeht, dieser Muskel fehlen dürfte.

2. Die systematische Stellung der Stomatopoden.

Im Anschlusse an diese Untersuchung möchte ich meine Ansicht über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Stomatopoden und ihre Stellung im System ausführlicher darlegen als ich dies bei früherer Gelegenheit (14) getan habe.

Wohl fast alle Untersucher dieser Krustazeen haben erkannt, daß die Stomatopoden eine vielfach abweichende und isolierte Gruppe der Malakostraken bilden. Doch ihre näheren

Beziehungen zu den übrigen Malakostraken wurden in verschiedener Weise beurteilt.

Huxley (17, p. 327) ist der Ansicht, daß die Stomatopoden, die nicht nur von den eigentlichen Podophthalmen, sondern allen anderen Krustazeen in wichtigen Verhältnissen ihres Baues abweichen und in eine besondere Gruppe gestellt werden müssen, zu den Edriophthalmen viele Beziehungen besitzen.

Dem entgegen werden sie von den übrigen Forschern wohl mit größerem Rechte als nähere Verwandte der Podophthalmen betrachtet.

Genauer hat zuerst Boas (2, p. 487, 565 bis 568) in einem Stammbaumschema seine Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen der Stomatopoden präzisiert. Er hebt mit Recht hervor, daß diese Formen keine näheren Beziehungen zu anderen Malakostrakenordnungen haben, daß sie in gewissen Punkten eine sehr primitive Stelle unter allen Malakostraken einnehmen und nur mit den tiefststehenden Formen unter diesen einige nähere Berührungspunkte besitzen; »die nächste, immerhin aber sehr entfernte Verwandtschaft dürften sie zu den Euphausiden zeigen«. In dem Stammbaume läßt dementsprechend Boas die Squilliden an dem von den Phyllopoden (denen er auch *Nebalia* zurechnet) zu den Euphausiden führenden Stamme sich abzweigen.

Claus (7, p. 96 und 104) hat in seinem Stammbaumschema die Stomatopoden von Urmalakostraken abgeleitet, von denen er auch die Leptostraken herleitet und damit die separate Stellung der Stomatopoden zum Ausdruck gebracht.

Ich selbst habe später (14, p. 266) mich dahin ausgesprochen, daß der Ursprung der Stomatopoden etwas höher hinauf zu verlegen und zwar erst in Urschizopoden zu suchen sei, aus denen sich die Stomatopoden als gesonderter Seitenzweig entwickelt haben. Zur Begründung habe ich auf die jüngste Stomatopodenlarve, die sogenannte *Erichthoidina* verwiesen, die so vielfache Übereinstimmung mit den Schizopoden zeigt. Ich möchte hier insbesondere die Spaltfußform der Thoraxextremitäten dieser Larvenform hervorheben, eine Fußform von der Ausbildung, wie sie in der Schizopodenreihe

zu finden ist. Der separaten Stellung und den ursprünglichen baulichen Verhältnissen der Stomatopoden einerseits, der typischen Übereinstimmung mit den Eumalacostraca andrerseits, habe ich in dem damals aufgestellten System der Malacostraca dadurch Ausdruck gegeben, daß ich die Stomatopoden als besondere erste Untergruppe der Eumalacostraca anschließend an die Leptostraca gereiht habe.

In mit dieser Ansicht übereinstimmender Weise hat Haeckel (16, p. 651) in seinem Stammbaum der Krustazeen die Stomatopoda als besonderen Seitenast von Proschizopoda sich abzweigen lassen, sie jedoch im System als Ordnung den Thoracostraca eingereiht.

In neuerer Zeit spricht sich Calman (3, p. 156 und 4, p. 331) dahin aus, daß das genauere verwandtschaftliche Verhältnis der Stomatopoden zu den anderen Ordnungen der Malakostraken mangels verbindender Glieder keineswegs klar sei und erachtet es am wahrscheinlichsten, daß die Stomatopoden einen seitlichen Ausläufer vom Hauptstamm der Malakostraken bilden.

Giesbrecht (11, p. 231) endlich läßt in seinem Schema der phyletischen Differenzierung der Krustazeentypen die Stomatopoden aus gemeinsamer Wurzel mit Protothoracostraken, Protarthrostraken und Anomostraken aus jüngeren Protomalacostraken hervorgehen.

Meine frühere Auffassung halte ich auch jetzt noch für richtig und könnte sie nur dahin modifizieren, daß ich für die hypothetische gemeinsame Stammform von Stomatopoden und Schizopoden statt der (von Claus herrührenden) Bezeichnung Urschizopoden die Bezeichnung Proteumalacostraca setze.

Bei der vergleichenden Untersuchung des Stomatopoden ergeben sich 1. gemeinsame Charaktere mit den Eumalacostraca, 2. gemeinsame ererbte (ursprüngliche) Charaktere mit den Leptostraca, 3. spezielle ihnen eigentümliche Charaktere.

Die mit den Eumalacostraca gemeinsamen Charaktere, welche die Zugehörigkeit der Stomatopoden mit Thorakostraken, Anomostraken und Arthrostraken zu der Eumalakostrakengruppe begründen, sind die gleiche Zahl der

Abdominalsegmente, die Ausbildung des Telsons und die gemeinsame Grundform der Thoraxgliedmaßen anzuführen.

Als mit Leptostraken gemeinsame, von ihnen ererbte, ursprüngliche Charaktere der Stomatopoden, die im besonderen bei dieser Untersuchung aufgezeigt werden sollen, ergeben sich die Ausbildung eines relativ großen, gelenkig abgesetzten Vorderkopfes mit den übrigen Eumalakostraken gegenüber reicherer Muskulatur, die gelenkig abgesetzte Rostralplatte, die lateralwärts gekehrte Richtung der 2. Antenne, vielleicht auch die eigentümliche Entwicklung der 2. Maxille, endlich die Form der Spermien. Im inneren Bau ist als ursprünglich die Form des Herzens anzusehen, das als sogenanntes vielkammeriges Rückengefäß vom Thorax durch das ganze Abdomen reicht.

Als den Stomatopoden eigentümlich sind anzuführen die dorsoventrale Abplattung des Körpers, die Kleinheit der Schale, die mächtige Verbreiterung des Abdomens, die Umbildung der fünf vorderen Thoraxfüße zu fangfußartigen Maxillarfüßen, der Besitz von Kiemen an den Abdominalfüßen sowie die Abgliederung eines Augenabschnittes am Vorderkopfe.

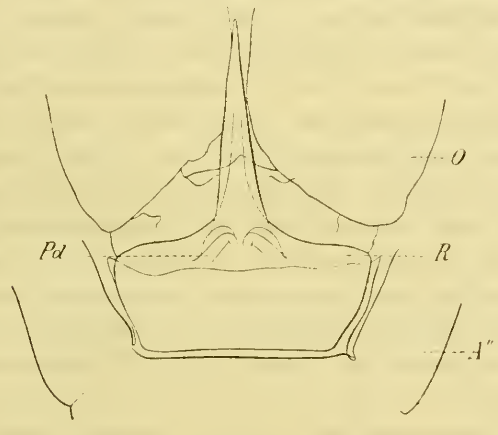
Es verdient zunächst hervorgehoben zu werden, daß unter den Eumalacostraka in keiner Gruppe der Vorderkopf so stark entwickelt, zweigliedrig und in gleicher Weise beweglich abgesetzt ist wie bei den Stomatopoden; wo er sonst noch bei Eumalakostraken beweglich abgegliedert erscheint, wie bei den Schizopoda und Decapoda Macrura Natantia, ist er doch viel kürzer und es scheinen ihm eine Anzahl von Muskeln zu fehlen, die bei *Squilla* vorhanden sind. Hingegen schließen sich die Stomatopoden diesbezüglich gut an die Leptostraken an, deren ansehnlich großer Vorderkopf sehr beweglich ist und eine noch reiche Muskulatur enthält.

Die Übereinstimmung zwischen Vorderkopf der Stomatopoden und Leptostraken läßt sich noch weiter verfolgen. Bei *Nebalia* erhebt sich die Dorsalwand des Vorderkopfes, wie Claus genauer beschreibt, über der Insertionsstelle der 1. Antenne zu einem nach den Seiten dachförmig vorspringenden, die Basis der Stielaugen überwölbenden Höcker, der in zwei

Stirnstacheln ausläuft. Claus bezeichnet die Stirnstacheln als »Rostralstacheln« und sieht den in diese zwei Stacheln auslaufenden Kopfhöcker als eine den Rostralfortsätzen am Panzer zahlreicher Malakostraken entsprechende Bildung (8, p. 39).

Diesen von Claus gemachten Vergleich halte ich nicht für zutreffend, da sich die den Vorderkopf überdeckende beweglich eingelenkte Rostralplatte als dem Rostrum der Eumalakostrakenschale homolog erweist.

Dagegen ist bei Stomatopoden am Augenabschnitte des Vorderkopfes jederseits ein nach vorn und laterodorsal gerichteter flügelförmiger Fortsatz vorhanden, der hinter den Stielaugen entspringt (Textfig. 1, *Pd*). Diese zwei Fortsätze



Textfig. 1.

Vorderkopf mit Rostralplatte von *Gonodactylus*, unter letzterer die Processus dorsales (*Pd*) sichtbar. Schwache Vergrößerung.

sind von Giesbrecht als Processus dorsales bezeichnet worden. Sie entsprechen ihrer Lage nach den Stirnstacheln am Vorderkopfhöcker von *Nebalia* und ich halte sie demnach für Homologa dieser letzteren. Auf ihnen liegt gleichwie bei *Nebalia* die Rostralplatte mancher Stomatopoden auf, so bei *Pseudosquilla*, bei *Gonodactylus*, wo der hier vorhandene Stachel der Rostralplatte mit einer ventral vorspringenden Kante zwischen den Processus dorsales gleitet (Textfig. 1), was gleicherweise für den Mittelstachel an der Rostralplatte von *Protosquilla* gilt.

Eine zweite Eigentümlichkeit der Stomatopoden, auf die ich bei früherer Gelegenheit besonders hingewiesen habe und die nicht genügend gewürdigt wurde, liegt in dem Besitze einer gelenkig mit dem Vorderrande des Cephalothoraxschildes verbundenen Rostralplatte. Ich habe bereits damals bemerkt, daß dieselbe an die Kopfklappe von *Nebalia* erinnert, mit der »sie wahrscheinlich auch homolog ist. Soweit dies aus den bisher vorliegenden Beobachtungen erschlossen werden kann, wird ihre Entstehung durch Abgliederung vom Vorderrande des Cephalothoraxschildes anzunehmen sein, wie ja auch bei *Nebalia* die Kopfklappe in dieser Weise entsteht. Die Ausbildung der Rostralplatte der Stomatopoden hängt mit der Abgliederung des Vorderkopfes, welcher die Augen und ersten Antennen trägt, zusammen. Immerhin möchte ich sie als Erbstück der *Nebalia* betrachten, welches sich mit einer Eigentümlichkeit der Kopfbildung erhalten oder aber atavistisch wieder entwickelt hat« (14, p. 266). Dagegen war Claus (8, p. 130) der Ansicht, daß die beweglich abgesetzte Kopfklappe von *Nebalia* und der palaeozoischen Ceratiocariden in keiner anderen bekannten Krustazeengruppe wiederkehrt. Ich habe auch schon damals anschließend darauf hingewiesen, daß das Homologon der Kopfklappe von *Nebalia* in dem Rostrum der Schale der Eumalakostraken zu suchen ist.

Übereinstimmend mit dieser Auffassung heißt es auch in der Charakteristik der Stomatopoden bei Bigelow (1, p. 490): »The rostrum in the adult is separated by a movable joint from the carapace«.

Erst jetzt ist mir bei Verfolgung der Literatur über *Rhynchocinetes* bekannt geworden, daß schon Milne Edwards (21, p. 166) in seiner kleinen Mitteilung betreffend die Beschreibung der durch einen gelenkig abgesetzten Rostralstachel ausgezeichneten Garneele *Rhynchocinetes* auf die Homologie der Rostralplatte der Stomatopoden mit dem Rostrum der Dekapoden hingewiesen hat. Die bezügliche Stelle lautet: »Il nous semble, par conséquent, évident..... que la plaque frontale des Squilles doit être considérée comme le représentant du rostre des Décapodes«.

Diese Homologisierung halte ich auch heute für richtig. Die Anlage der Kopfklappe bei dem Embryo von *Nebalia* zeigt ein Bild, welches vollständig an ein Schalenrostrum erinnert (vergl. Metschnikoff [20], Fig. 17 und 18). Bei *Paranebalia longipes* ist die Rostralklappe auch in einen Stachel ausgezogen. Und was die Stomatopoden betrifft, so konnte schon aus den damals vorliegenden Beobachtungen über ihre Entwicklung (vergl. Claus, 5) geschlossen werden, daß ihre Rostralplatte durch Abgliederung des Rostrums der Larvenschale entsteht. Nun kann noch auf die Angabe Giesbrecht's (10, p. 126) verwiesen werden, nach welcher bei dem ersten litoralen Stadium von *Squilla* (erstes Squillastadium) der als Rostrum bezeichnete vordere Medianstachel der Alimalarve durch die beweglich mit dem Schilde verbundene Platte ersetzt wird.

Für die Homologie der Rostralklappe der Leptostraken mit der Rostralplatte der Stomatopoden und dem Rostrum der Alimalarve und der Thorakostraken vermag ich nun auch aus eigenen Beobachtungen das Verhalten der Vorderkopfmuskulatur heranzuziehen. Der Musculus levator sincipitis von *Nebalia* wiederholt sich bei der Alimalarve. Hier entspringt er an der Dorsalwand hinter der Basis des Schalenrostrums; bei dem Übergange dieser Larvenform in das erste Squillastadium liegt diese Insertion hinter der Einlenkungsstelle der Rostralplatte wie bei *Nebalia*; der vor dieser Insertion gelegene Teil der Schale, das Rostrum, ist nunmehr zur gelenkig abgesetzten Rostralplatte geworden. Auch bei den Decapoda Macrura Natantia entspringt der M. levator sincipitis dorsal dicht hinter dem Ursprunge des Rostrums der Schale.

Ebensowenig erfolgt die Hebung und Senkung der beweglich eingelenkten Kopfplatte der Stomatopoden wie jener von *Nebalia* durch besondere Muskeln, sondern indirekt durch Hebung und Senkung des Vorderkopfes.

Was die Größe der Rostralplatte bei Stomatopoden betrifft, so bedeckt sie bei *Pseudosquilla* den Vorderkopf vollständig bis über die Processus dorsales, bei *Gonodactylus*, *Protosquilla* bloß bis vor oder hinter die Processus dorsales; bei

Squilla ist sie kürzer und erreicht nicht die Processus dorsales, auch liegt ihre ventrale Einlenkungsstelle am Vorderkopf median weiter nach vorn als die dorsale, so daß die Platte nicht so frei beweglich ist wie z. B. bei *Gonodactylus*, sondern, wie es Giesbrecht darstellt, mit ihrem mittleren hinteren Teile der Unterfläche mit dem Vorderkopfe verwachsen erscheint. Auch der Rostralstachel ist bei manchen Formen (*Pseudosquilla cerisii*. *Protosquilla*, *Lysiosquilla*, *Gonodactylus*) (Textfig. 1) als mehr oder minder langer kräftiger Stachel vorhanden. Bei *Protosquilla* besitzt die Rostralplatte außerdem zwei seitliche Stacheln.

Im Vergleiche zu der Rostralklappe der Leptostraken zeigt die Rostralplatte der Stomatopoden eine Verkleinerung, wie eine solche übrigens auch in ersterer Gruppe bei *Nebaliopsis typica* zu finden ist. In gleicher Weise weist die Schale der Stomatopoden eine Verkleinerung gegenüber den Leptostraken auf. Daß die Kleinheit der Schale bei Stomatopoden eine sekundäre ist, ergibt sich auch aus dem Zurückbleiben der Schale im Wachstum, das von der Larvenzeit zur Geschlechtsform verfolgt werden kann. Während die Schale bei den Larven noch den ganzen Thorax, in manchen Fällen noch den Vorderabschnitt des Abdomens überdeckt, läßt sie bei der Geschlechtsform die drei Thorakalsegmente und sogar die letzten Maxillarfußsegmente unbedeckt, woraus wohl geschlossen werden kann, daß die Stammformen der Stomatopoden eine mindestens den Thorax überdeckende Schale besessen haben.

Die Kleinheit der Stomatopodenschale erscheint als spezielle Eigentümlichkeit, die mit der mächtigen Entwicklung des Abdomens im Zusammenhange steht.

Die gelenkig abgesetzte Rostralplatte der Stomatopoden halte ich für ein Erbstück von den Leptostraken. In meiner früheren diesbezüglichen Publikation (14, p. 266) ließ ich diese Frage offen.

Die gelenkige Abgliederung des Rostralstachels vom Rückenpanzer wiederholt sich unter den Eumalacostraca in der Gruppe der Decapoda Macrura Natantia bei den Gattungen *Rhynchocinetes* und *Pantomus*. Hier handelt es sich aber

um eine Bildung, die kaum mehr als Erbstück der Leptostraken beurteilt werden kann, sondern als innerhalb der Macrura Natantia selbständig entstandene Bildung anzusehen ist. Der abgegliederte Rostralstachel besitzt wenigstens bei *Rhynchocinetes*, den ich selbst untersuchen konnte (*Pantomus* kenne ich nicht), auch nicht die Form einer den (hier reduzierten) Vorderkopf deckenden Platte, sondern die Gestalt eines schwertförmigen gezähnten Kieles wie sonst bei den Macrura Natantia.

Das gelenkig abgesetzte Rostrum von *Rhynchocinetes typus* gestattet, wie schon der erste Beschreiber dieser Garneele H. Milne Edwards (21) angibt, eine fast senkrechte Aufrichtung desselben nach der Dorsalseite, während es im gesenkten Zustande zwischen die ersten Antennen nach vorn ragt.

Immerhin bietet die Abgliederung des Rostralstachels bei den genannten Garneelen aus dem Grunde Interesse, weil in ihr die von mir vertretene Auffassung der Rostralklappe bei Stomatopoden und Leptostraken als abgegliedertes Rostrum eine gewisse Stütze findet.

Es sei hier noch die Frage gestreift, wie die gelenkig abgesetzte Rostralklappe der Leptostraken zu beurteilen sei, ob dieselbe dem Rostrum der Eumalacostraca gegenüber einen ursprünglicheren Charakter vorstellt.

Ich halte dafür, daß, gleichwohl die Leptostraca den Eumalacostraca gegenüber im wesentlichen einen ursprünglicheren Formentypus repräsentieren, in ihrer gelenkig abgegliederten Rostralklappe jedoch ein sekundärer Charakter vorliegt, dem das unbewegliche Rostrum in der Stammesgeschichte vorangegangen ist. Die Abgliederung des Rostrums hat sich erst im Zusammenhange mit der gelenkigen Absetzung des Vorderkopfes ausgebildet.

Als weiteren einem primären Verhalten entsprechenden Charakter der Stomatopoden erachte ich die Richtung der 2. Antenne und ihrer im Hinterkopfe gelegenen Muskulatur (vergl. Fig. 1, 3, *MA''*). Die 2. Antenne ist nämlich lateral hinter dem Vorderkopf eingelenkt und ventrolateral gerichtet.

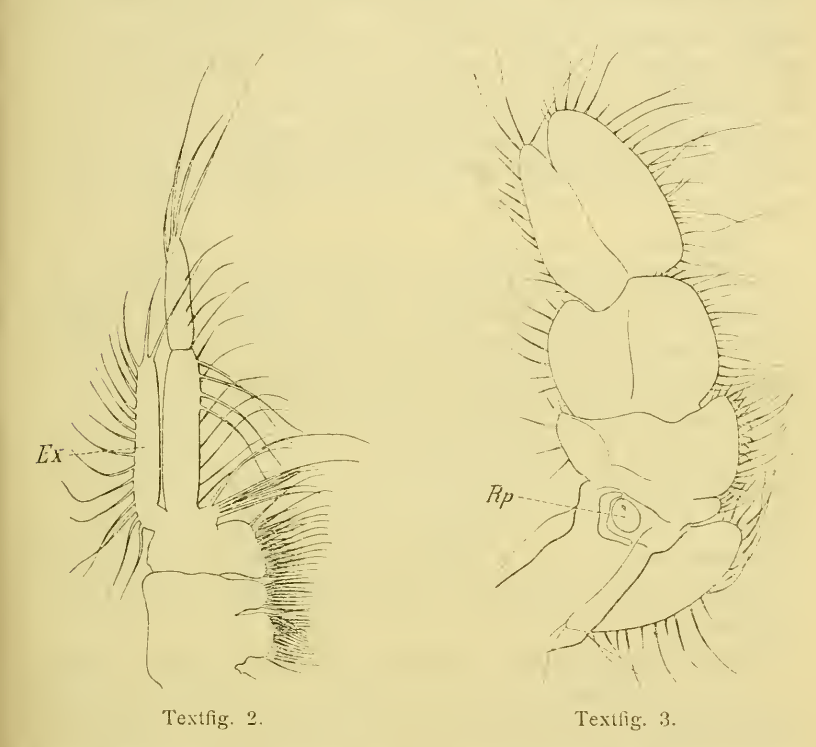
Die am Kopf inserierten, zur Bewegung der ganzen Antenne dienenden Muskeln, haben dorsoventralen, zufolge der dorsoventralen Abplattung des Körpers lateroventralen Verlauf. Solches Verhalten findet sich auch bei *Nebalia.* Auch hier ist die 2. Antenne hinter dem Vorderkopfe, nicht, wie Claus (8, p. 39) angibt, am Vorderkopfe inseriert und ist ventralwärts gerichtet. Diese Richtung der 2. Antenne ist, wenn man die mit wohlentwickelter 2. Antenne ausgestatteten Euphyllopoden, wie die Limnadiiden vergleichsweise heranzieht, die ursprüngliche Richtung der 2. Antenne. In allen diesen Fällen haben die zur Bewegung dieser Antenne als Ganzes dienenden, am Kopfe entspringenden Muskel dorsoventralen Verlauf.

Wenn damit die diesbezüglichen Verhältnisse bei den in der genetischen Reihe der Eumalacostraca sich zunächst anschließenden Thorakostraken verglichen werden, so zeigt sich, daß bei diesen die 1. Antenne näher an die 2. Antenne herangerückt erscheint und letztere nunmehr parallel mit ersterer nach vorn gerichtet ist; dementsprechend nimmt bei den höher spezialisierten Malakostraken die im Kopfe entspringende Muskulatur der 2. Antenne mehr oder minder eine Verlaufsrichtung von hinten nach vorn. Diese Änderung in der Lagebeziehung der 2. Antenne hängt mit der Verkürzung, beziehungsweise Vereinigung des Vorderkopfes mit dem Hinterkopfe zusammen. Und zwar ist infolge der Verkürzung und der dieser in der Stammesreihe folgenden Vereinigung des Vorderkopfes mit dem Hinterkopfe die 1. Antenne nach hinten und innen zwischen die 2. Antennen zurückgerückt und damit die 2. Antenne näher an die Spitze des Kopfes gelangt.

Mit der erwähnten Verkürzung und weiteren Vereinigung des Vorderkopfes mit dem Hinterkopfe hängt bei den Thorakostraken auch die zuerst von Milne Edwards hervorgehobene Sternalbeuge (Kopfbeuge) zusammen, d. h. die gegen die Richtung der Hauptachse des Körpers in rechtem Winkel nach aufwärts gerichtete Lage des Augensegmentes und der Antennensegmente. Diese Sternalbeuge fehlt den Stomatopoden, worauf Huxley (17, p. 326) besonders hingewiesen hat.

Die Stomatopoden zeigen somit in der Lage und Richtung der 2. Antenne ein Verhalten, das sich mehr an die Leptostraken anschließt.

Sehr eigentümlich und abweichend ist die 2. Maxille der Stomatopoden gestaltet (Textfig. 3) und bietet Schwierigkeiten in der Deutung der Teile. Nach Boas (2, p. 501) ist die 2. Maxille der Squilliden viergliedrig, die zwei ersten



Textfig. 2.

Zweite Maxille von *Nebalia geoffroyi*. Schwache Vergrößerung.

Textfig. 3.

Zweite Maxille von *Gonodactylus*. Schwache Vergrößerung.

Glieder sind jedoch nicht scharf geschieden. Dem Grundgliede gehören die zwei ersten basalen Laden, dem zweiten Gliede nur eine Innenlade an; an dieses schließt sich ein zweigliedriger Palpus (Endopodit) und ein rudimentärer Exopodit an. Boas verweist schließlich darauf, daß die 2. Maxille der Squilliden mit jener von *Thysanopus* trotz aller Verschiedenheit keine geringe Ähnlichkeit besitzt. Nach Claus

(7, p. 21) dagegen trägt das Basalstück der 2. Maxille bei Stomatopoden (*Squilla*) nur einen Ladenfortsatz, das 2. Grundglied zwei Ladenfortsätze. Auf diese beiden Grundglieder folgt der zweigliedrige Endopodit mit fächerartig entwickelten Außenlappen, unter denen ein kleiner dritter fächerartiger Außenlappen an der Außenseite des zweiten Stammgliedes folgt, der aber nicht als reduzierter Exopodit gedeutet werden kann; ein solcher fehlt, wie sich auch aus dem Verhalten der 2. Maxille in den Larvenstadien ergibt. Desgleichen gibt Giesbrecht für das 1. Glied der 2. Maxille einen Laden, für das 2. Glied zwei Laden an.[1] Diesen Angaben von Claus und Giesbrecht kann ich auf Grund eigener Beobachtung beitreten.

Mindestens ebensogut als mit der 2. Maxille von Euphausiiden läßt sich die eigenartige Ausbildung der 2. Maxille der Stomatopoden mit der 2. Maxille von *Nebalia* in Beziehung bringen. Bei dieser Form ist die 2. Maxille (Textfig. 2) wie bei Stomatopoden viergliedrig; dem 1. Grundgliede (Stammgliede) gehören zwei Innenladen, dem 2. nur eine Innenlade an. Der Endopodit ist wie bei Stomatopoden zweigliedrig, diesen gegenüber jedoch von mehr gestreckter Gestalt, während er bei Euphausiiden bloß eingliedrig ist. Außerdem ist an der 2. Maxille von *Nebalia* ein Exopodit vorhanden, der, wie schon erwähnt wurde, der Stomatopodenmaxille fehlt.

Wie sehr übrigens die spezielle Gestaltung der 2. Maxille bei den verschiedenen Leptostrakengattungen differiert, zeigt insbesondere die stark gedrungene Form dieser Mundgliedmaße bei *Nebaliopsis*. Bei dieser Gattung ist der Exopodit weitgehend verkümmert, auch weist der Endopodit keine Zweigliederung auf, was nach Thiele (25) in gleicher Weise für *Nebaliella antarctica* und *Paranebalia longipes* zutrifft.

---

[1] Bezüglich der 2. Maxille sei noch bemerkt, daß Giesbrecht die Angabe macht, die Maxillardrüse münde an der Hinterwand des zweiten Gliedes aus. Diese Angabe ist nicht zutreffend. Die Ausmündung dieser Drüse findet sich sonst stets am Grundgliede. Gleiches ist auch bei den Stomatopoden der Fall; und zwar liegt die Mündung der Maxillardrüse an einer Papille am oberen Rande des Grundgliedes (vergl. Textfig. 3, *Rp*).

Gegenüber der Zweigliedrigkeit des Endopoditen bei *Nebalia* ist der Mangel dieser Gliederung auf Reduktion zurückzuführen.

Auch die Form der Stomatopodenspermien, deren eigenartige Gestalt und Ähnlichkeit nur mit jenen von Euphausiiden und Phyllopoden von Boas, welcher *Nebalia* den Phyllopoden zurechnet, bereits hervorgehoben wurde, kann als Stütze für die verwandtschaftliche Beziehung zwischen Stomatopoden und Leptostraken angeführt werden. Es ist ja eine bekannte Tatsache, wie sehr die Form der Spermien verschieden ist und wie sich in ihrer speziellen Gestaltung vielfach die Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere ausgeprägt finden. Im besonderen für die dekapoden Crustaceen wurde dies von mir (13) aufgezeigt.

Die zuerst von mir (12) beschriebenen Spermien von *Squilla* sind kugelig, ohne weitere Fortsätze. Die gleiche Form besitzen sie bei den Leptostraken, während sie bei den etwa noch zum Vergleiche heranzuziehenden Euphausiiden oval gestaltet sind. Die Spermien der *Squilla* stimmen somit am meisten mit jenen von *Nebalia* überein.

Endlich ist im inneren Bau ein ursprünglicher Charakter der Stomatopoden in der Ausbildung des Zentralorgans des Kreislaufes gegeben. Dieses beginnt in der Maxillarregion mit einem herzartig erweiterten Abschnitte und reicht als sogenanntes gekammertes Rückengefäß bis in das 5. Abdominalsegment. Unter allen Malakostraken besitzt es die ursprünglichste Form. Nicht einmal bei den Leptostraken zeigt das Herz eine so primitive Form, wenngleich das Leptostrakenherz verglichen mit dem Herzen der übrigen Malakostraken — die Stomatopoden natürlich ausgeschlossen — ursprünglichere Verhältnisse aufweist. Diese sind bei dem Nebaliaherzen gegeben in der Ausdehnung des Herzens von der Maxillarregion bis in das 4. Abdominalsegment und in dem Vorhandensein von sieben Spaltenpaaren, die der vorderen Herzhälfte angehören und von denen das letzte im 6. Thorakalsegmente gelegene sich durch besondere Größe auszeichnet. Wenn mit demselben das ähnlich gestaltete Herz der Mysiden unter den Schizopoden verglichen worden ist, so

zeigt sich der Unterschied, daß dieses bloß bis höchstens *(Siriella)* in den Anfang des 8. Thorakalsegmentes sich erstreckt und nur zwei Ostienpaare besitzt, die in der Region des 2. und 3. Thorakalsegmentes ihre Lage haben. Es handelt sich im Mysidenherzen demnach bloß um eine äußerlich ähnliche Herzform, die kaum direkt von der spezifischen Form des Herzens der Leptostraken abgeleitet werden kann.

Somit steht das Herz der Stomatopoden in seiner Ursprünglichkeit dem Leptostrakenherzen am nächsten. Dabei erweist sich aber das Leptostrakenherz keineswegs als das ursprünglichere, sondern als bereits spezialisiert, während das Herz der Stomatopoden die primitiveren Zustände zeigt, womit auch Giesbrecht's Ansicht übereinstimmt (11, p. 234 und 235).

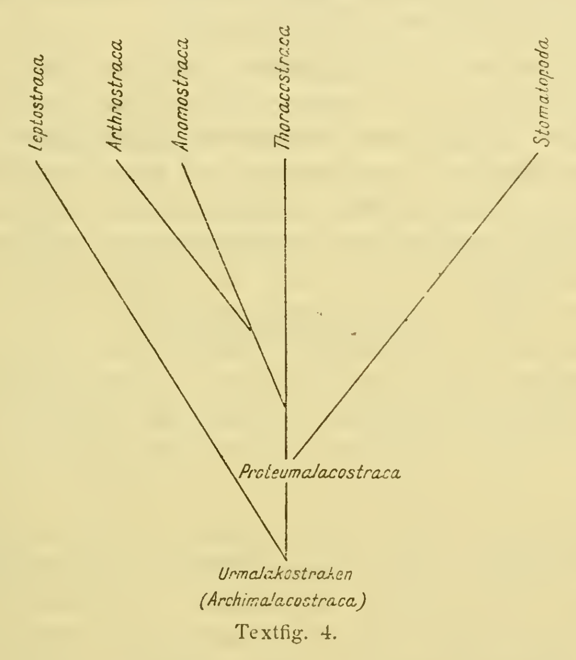
Daß die Stomatopoden ursprüngliche Malakostraken repräsentieren, wurde auch von Boas, Claus, Haeckel erkannt und es entspricht dem auch die Ansicht Calman's. Was in vorliegenden Erörterungen eingehender dargelegt werden sollte, ist die vielfach nahe Beziehung, welche zwischen Stomatopoden und Leptostraken besteht, und die besondere Stellung, welche die Stomatopoden unter den Eumalacostraca einnehmen. Bezüglich ihres Verwandtschaftsverhältnisses und ihrer wahrscheinlichen Abstammung von ehemaligen Proteumalacostraca (früher als Urschizopoden bezeichnet) bin ich dabei zu dem gleichen Resultate gelangt wie in meiner früheren diesbezüglichen Abhandlung.

Ein folgendes Stammbaumschema, in welchem nur die großen Gruppen der Malacostraca berücksichtigt sind, soll diese Auffassung übersichtlich wiedergeben (Siehe p. 207).

Dieses Stammbaumschema unterscheidet sich von dem zuletzt von Giesbrecht (11, p. 231 u. ff.) aufgestellten, soweit es die Malakostraken betrifft, in zwei Punkten, und das ist in der Ableitung der Stomatopoden und der Anomostraken. Giesbrecht läßt die Stomatopoden sich als gesonderten Ast aus einer gemeinsamen Wurzel mit Protothorakostraken, Anomostraken sowie Protarthrostraken aus jüngeren Protomalakostraken hervorgehen, während er von älteren Protomalakostraken die Leptostraken abstammen läßt. Dem von

mir aufgestellten Stammbaumschema gegenüber erscheint die Abzweigung der Stomatopoden somit etwas höher hinauf verlegt. Immerhin kommt auch in dem Stammbaumschema Giesbrecht's die gesonderte Stellung der Stomatopoden zum Ausdruck.

Was die Anomostraken betrifft, so läßt sie Giesbrecht als besonderen Ast aus gemeinsamer Wurzel mit den übrigen früher genannten Malakostrakenreihen aus Protomalakostraken entstehen. Nach meinem Stammbaumschema hingegen gehören



Textfig. 4.

Anomostraca und Arthrostraca einem gemeinsamen Seitenzweige an, welcher von der zu den Thoracostraca führenden Stammreihe herzuleiten ist, zu welcher Anomostraca und Arthrostraca meiner Ansicht nach in engerer verwandtschaftlicher Beziehung stehen.

Die palaeontologische Urkunde gibt über die Abstammung der Stomatopoden keinerlei Aufschluß. Die ältesten Stomatopodenreste sind aus dem Karbon bekannt, falls das von Woodward (26) als *Necroscilla Wilsoni* beschriebene Krustazeenabdomen einem Stomatopoden angehört, was nicht fest-

steht und auch von Woodward nur als vermutliche Ansicht hingestellt wird, zu der er hinneigt. Aus dem Karbon werden auch die ältesten fossilen Schizopoden angegeben. Zwischenformen sind bis jetzt nicht aufgedeckt worden. Zwar wird in der englischen Ausgabe (29) des Lehrbuches der Palaeontologie von Zittel *Pygocephalus* mit einiger Wahrscheinlichkeit als Schizopode angeführt, mit dem Zusatze »*Pygocephalus* also exhibits many Stomatopod features«. Es sieht danach so aus, als ob in *Pygocephalus* eine Zwischenform zwischen Schizopoden und Stomatopoden vorläge.

Die Ansicht, daß *Pygocephalus* Stomatopodencharaktere zeige, geht wohl auf Huxley zurück. Nach Huxley (18, p. 368) ist der von ihm beschriebene *Pygocephalus Cooperi* eine podophthalme Krustazeenform und aller Wahrscheinlichkeit nach näher mit *Mysis* als mit irgend einer anderen existierenden podophthalmen Krustazeenform verwandt. Dann aber hebt Huxley hervor, daß das Abdomen, Telson und die Schwanzfüße von *Pygocephalus* stärker und breiter als bei *Mysis* seien und zieht zum Vergleiche das Abdomen von *Gonodactylus*, einem Stomatopoden, heran. Er schließt bezüglich *Pygocephalus* mit dem Satze: »At any rate we shall be quite safe in assigning to it a position among either the lower Decapoda or the Stomapoda.«

Dana (9) betrachtet *Pygocephalus* als Schizopoden und nach Zittel (27) scheint dieser Krebs die charakteristischen Merkmale der macruren Dekapoden zu besitzen; Zittel ordnet *Pygocephalus* bei den Penaeiden ein, fügt aber bei, daß die palaeozoischen Macruren eine sichere Bestimmung nicht gestatten und nur möglicherweise zu den Penaeiden gehören. Packard (22) bezeichnet *Pygocephalus* als zweifelhafte Form und bezieht sich dabei auf die von ihm angeführten Huxley'schen Angaben. Nach Broili (28) gehört *Pygocephalus* wahrscheinlich zu den Schizopoden.

Auf Grund der von Huxley gegebenen Figuren und Beschreibungen (18, 19) ist meines Erachtens nach *Pygocephalus* als Schizopode zu betrachten. Stomatopodencharaktere sind an *Pygocephalus* nicht zu erkennen.

Für die Zuordnung von *Pygocephalus* zu den Schizopoden spricht die Angabe, daß sieben Thoraxextremitäten und Exopoditen an den Thoraxfüßen erkennbar sind. Das Abdomen und die Schwanzflosse besitzen allerdings eine Breite, die wir bei heute lebenden Schizopoden in der Weise nicht finden. Doch ist nicht zu übersehen, daß ausgestorbene Schizopodentypen nicht durchwegs mit in der heutigen Lebewelt existierenden übereinstimmen werden. In der Erscheinung von *Pygocephalus* fallen Merkmale der macruren Dekapoden auf, wie Zittel richtig erkannte. Es erinnern der breite Cephalothorax, das breite Abdomen und die breite Schwanzflosse an die Verhältnisse, wie sie bei den Macrura Reptantia bestehen. In *Pygocephalus* handelt es sich somit vielleicht um eine den Macrura Natantia nahestehende, somit der Euphausiacea-Reihe zuzurechnende Schizopodenform, die aber wahrscheinlich eine Lebensweise ähnlich jener der rezenten Macrura Reptantia und einiger Macrura Natantia hatte.

Literaturverzeichnis.

1. Bigelow, R. P., Report on the Crustacea of the order Stomatopoda collected by the Steamer Albatross etc.: Proceed. U. S. National Mus. vol. XVII. 1894, Washington 1895.
2. Boas, J. E. V., Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken. Morpholog. Jahrbuch Bd. 8, 1883.
3. Calman, W. T., On the Classification of the Crustacea Malacostraca. Ann. a. Magaz. of Natur. Hist. ser. 7, t. XIII, 1904, p. 156.
4. Calman, W. T., Crustacea. In: A Treatise on Zoology edit. by Ray Lankester, part. VII, London 1909.
5. Claus, C., Die Metamorphose der Squilliden. Abhandl. d. kgl. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen. 16. Bd., 1871, p. 133 und 142.
6. Claus, C., Die Kreislaufsorgane und Blutbewegung der Stomatopoden. Arbeit. d. zoolog. Inst. der Univ. Wien. Bd. V, 1883.

7. Claus, C., Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Ebendas. Bd. VI, 1885.

8. Claus, C., Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Ebendas. Bd. VIII, 1888.

9. Dana, J. D., Manual of Geology. 3. edition. New-York 1880, p. 350.

10. Giesbrecht, W., Stomatopoden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 33. Monografie, 1910.

11. Giesbrecht, W., Crustacea. In: Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Herausgeg. von Arnold Lang. IV. Bd. Arthropoda. Jena 1913.

12. Grobben, K., Die Geschlechtsorgane von Squilla mantis. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. LXXIV, 1876.

13. Grobben, K., Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden nebst vergleichenden Bemerkungen über die der übrigen Thoracostraken. Arbeit. d. zool. Inst. Wien. Bd. I, 1878, p. 41.

14. Grobben, K., Zur Kenntnis des Stammbaumes und des Systems der Crustaceen. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. CI, 1892.

15. Grobben, K., Der Schalenschließmuskel der dekapoden Crustaceen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis ihrer Kopfmuskulatur. Ebendas. Bd. 126, 1917 (vergl. auch Sitzungsanzeiger d. Akad. Jahrg. 1917, Nr. 16).

16. Haeckel, E., Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere (Invertebrata). Berlin 1896, p. 651.

17. Huxley, Th. H., Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere. Deutsch. Übersetzung von J. W. Spengel. Leipzig 1878, p. 326.

18. Huxley, Th. H., Description of a New Crustacean (Pygocephalus Cooperi Huxley) from the Coal-Measures. Quart. Journ. Geolog. Soc. London. Vol. XIII, 1857, p. 363.

19. Huxley, Th. H., On a Stalk-eyed Crustacean from the Carboniferous Strata near Paisley. Ebenda, Vol. XVIII, 1862, p. 420.

20. Metschnikoff, E., Entwicklungsgeschichte von Nebalia (russ.). Sapiski k. Akad. d. Wiss. St. Petersburg. t. XIII, 1868.
21. Milne Edwards, H., Note sur le Rhynchocinète, nouveau genre de Crustacé décapode. Ann. des scienc. natur. 2. série, t. VII, Paris 1837.
22. Packard, A. S., On the Anthracaridae, a family of Carboniferous Macrurous Decapod Crustacea. Memoirs Nation. Acad. of Sciences. vol. III, Washington 1885, p. 139.
23. Parker, T. J. and Rich, J. G., Observations on the Myology of Palinurus Edwardsii, Hutton. Macleay Memorial Volume. Sydney 1893.
24. Schmidt, W., Die Muskulatur von Astacus fluviatilis (Potamobius astacus L.). Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. CXIII, 1915.
25. Thiele, J., Die Leptostraken. Wissenschaftl. Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee-Expedition. VIII. Bd., 1908.
26. Woodward, H., Contributions to the knowledge of fossil Crustacea. II. On Necroscilla Wilsoni, a supposed Stomapod Crustacean, from the Middle Coal-Measures, Cossall, near Ilkeston. Quart. Journ. Geolog. Soc. London. Vol. XXXV, 1879, p. 549.
27. Zittel, K. A., Handbuch der Palaeontologie. Palaeozoologie II. Bd. München und Leipzig. 1881—1885, p. 683.
28. Zittel, K. A., Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie) neubearb. von F. Broili. 1. Abteilg., 3. Aufl., München und Berlin 1910, p. 557.
29. Zittel, K. A., Text-book of Palaeontology translat. a. edit. by Ch. R. Eastman. Vol. I, London 1900, p. 659.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

A' erste Antenne.
A'' zweite Antenne.
Ac Arteria cephalica.
Att Musculus attractor sincipitis.
B Musculus depressor sincipitis.
C Cerebralganglion.
Cc Schlundkommissur.
Dp Musculus depressor oculorum basalis.
Dso Musculus depressor segmenti oculorum.
E Musculus levator sincipitis.
Ex Exopodit.
Hp vordere Hepatopankreasschläuche.
J ventraler Ursprung der Sehne des Musculus attractor sincipitis.
Loe Musculus levator segmenti oculorum externus.
Loi Musculus levator segmenti oculorum internus.
Ls Ligamentum sincipitis.
MA' die basalen Muskeln im Grundgliede der 1. Antenne.
MA'' Muskeln zur 2. Antenne.
Md Mandibel.
Mx erste Maxille.
N Naupliusauge.
O Stielauge.
Ob Oberlippe.
Oba Musculus oculi basalis anterior.
Obl Musculus oculi basalis lateralis.
Pd Processus dorsales des vorderen Abschnittes des Vorderkopfes.
R Rostralplatte (beziehungsweise Rostrum bei der Alimalarve).
Rp Papille mit der Ausmündung der Maxillardrüse.
Sca.d. Musculus sincipito-antennalis dorsalis.
Sca.v. Musculus sincipito-antennalis ventralis.
T gemeinsame Basis der Stielaugen.
Va hinterer Abschnitt des Vorderkopfes (Antennularsegment).
Vo vorderer Abschnitt des Vorderkopfes (Augensegment).

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Der Kopfabschnitt des ersten Squillastadiums in der Dorsalansicht, mit der Muskulatur des Vorderkopfes und der im Kopfe inserierten Muskeln der 2. Antenne. Die Muskulatur ist zum Teil nur einseitig dargestellt. Von der 1. und 2. Antenne sind bloß die basalen Abschnitte dargestellt. Vergr. etwa 38/1.

Fig. 2. Der Kopfabschnitt des in Fig. 1 abgebildeten 1. Squillastadiums in der Ventralansicht mit der Muskulatur des Vorderkopfes und der im Grundgliede der 1. Antenne gelegenen basalen Muskulatur. Die verschiedenen Teile letzterer sind größtenteils nur einseitig eingezeichnet. Sonst wie in Fig. 1. Vergr. etwa 38/1.

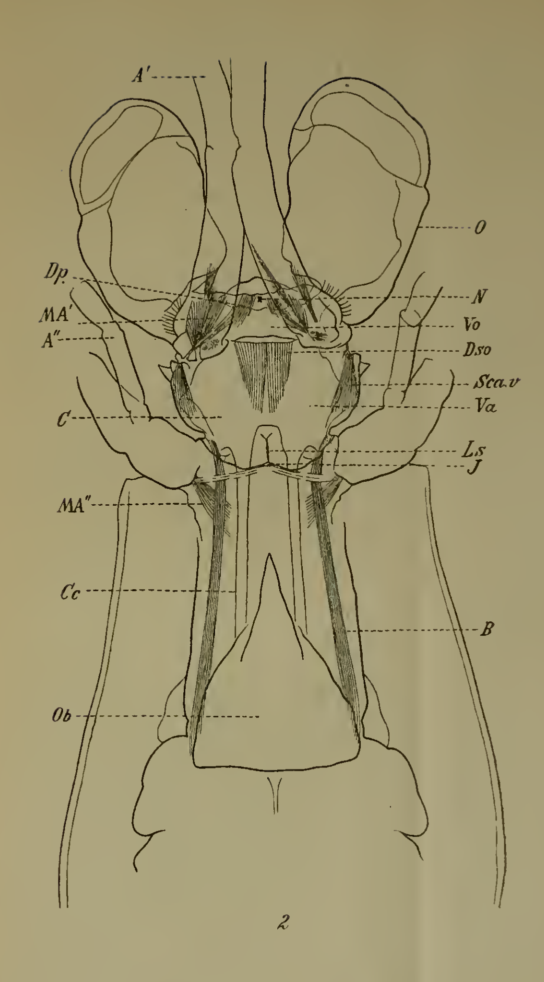
Tafel II.

Fig. 3. Kopfabschnitt einer erwachsenen *Squilla mantis* median durchschnitten nach Entfernung des Darmes, um die Muskulatur des Vorderkopfes zur Ansicht zu bringen. Vergr. 2·5/1.

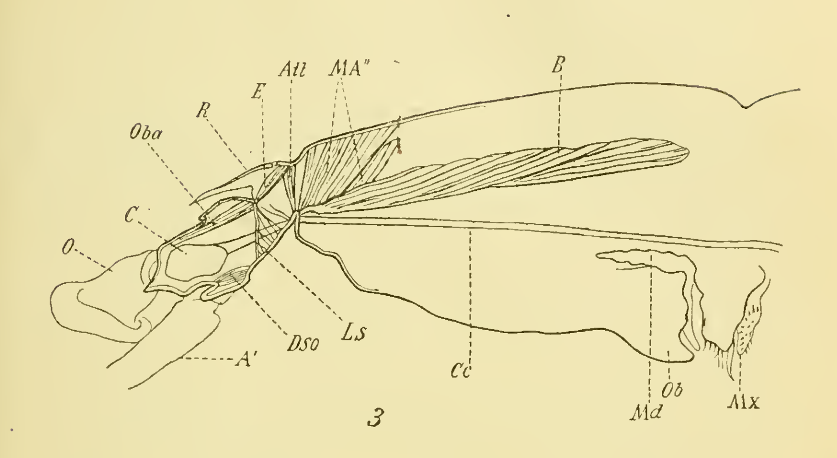
Fig. 4. Längsschnitt durch den Vorderkopf einer *Alima*-Larve, aus in der Medianebene und neben dieser geführten Schnitten kombiniertes Bild. Vergr. 73/1.

A
O
N
T
Td
Obl
Vo
Oba
A''
Sca.d
Loi
Va
Loe
R
E
Att
MA''
Hp
B
Ac

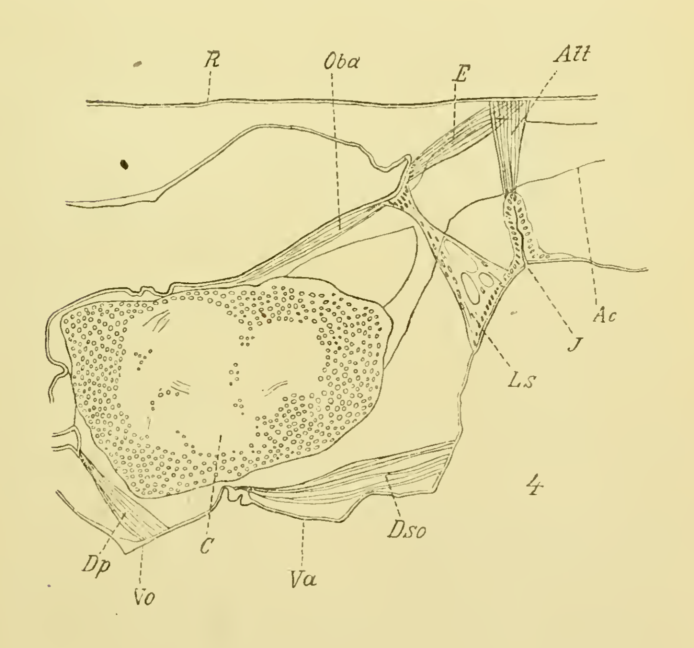
1



2



All
MA"
B
E
R
Oba
C
O
A'
Dso
Ls
Cc
Md
Ob
Mx
3



R
Oba
E
Att
Ac
J
Ls
4
Dso
Va
C
Dp
Vo